УДК 576.12:591.471.38

ВЛИЯНИЕ ФУНКЦИИ ПИТАНИЯ НА ФОРМИРОВАНИЕ ГОЛОВНОЙ КИШКИ ПОЗВОНОЧНЫХ

I. Первичноводные позвоночные

Г. А. Гиммельрейх

(Украинская сельскохозяйственная академия)

Существует чрезвычайно обширная литература о строении, функции и эволюции головной кишки позвоночных. Наиболее полно исследован висцеральный скелет. Значительно меньше освещено строение головной кишки как целостной структуры в связи с присущими ей отправлениями.

Общеизвестно созданное А. Н. Северцовым представление об эволюции головной кишки низших позвоночных, являющееся результатом тщательных и всесторонних морфологических ее исследований. Однако в последнее время некоторые построения А. Н. Северцова подвергаются критическому пересмотру, правда, не всегда достаточно обоснованному.

Значительный вклад в понимание путей и причинной обусловленности эволюции висцерального аппарата круглоротых и рыб внесли М. М. Воскобойников и его ученики. Достигнутые ими успехи объясняются прежде всего подходом к изучению этого аппарата как целостной структуры в свете присущих ему отправлений. Формирующее влияние функции в работах М. М. Воскобойникова получило несколько одностороннее освещение, поскольку эволюцию висцерального аппарата он рассматривал в основном как приспособление к интенсификации дыхания. Только в наиболее поздних работах М. М. Воскобойникова (1935, 1937, 1940) и особенно его учеников (Татарко, 1936; Балабай, 1939) наблюдалось стремление учесть влияние на развитие висцерального аппарата его отправлений, связанных с питанием.

Опубликовано очень много работ отечественных и зарубежных авторов, освещающих соотношение функции и строения отдельных частей и органов висцерального аппарата рыб. Беспрерывным потоком идут сообщения о строении самых различных органов, но главным образом скелета, висцеральной области головы у различных представителей обеих групп рыб — хрящевых и костных. Отметим, что в последние годы возрос интерес к строению висцерального аппарата рыб в целом в связи с функцией питания. Свидетельством этому является публикация ряда статей, связанных с именем К. Гюнтера.

В настоящей статье мы рассматриваем усложнение строения головной кишки в ходе эволюции первичноводных позвоночных как приспособительный процесс, обусловленный главным образом совершенствованием питания. При этом мы исходим из того, что необходимой предпосылкой прогрессивного развития организмов должно являться усиление снабжения их питательными веществами. Оно определяет характеризующие филогенез позвоночных увеличение размеров организма, усложнение его организации и интенсификацию обмена веществ. Интенсивность внешнего дыхания в неизменных условиях среды зависит,

по-видимому, от поступления в тело животного питательных веществ. Поэтому структуры головной кишки, осуществляющие дыхание, развиваются параллельно, но зависимо от ее основной функции — питания. Лишь при изменении условий внешнего газообмена происходит перестройка связанных с ним органов головной кишки независимо от отправлений, осуществляющих питание. Это, однако, не определяет путей развития головной кишки как органа питания.

Высказываемые в статье соображения являются результатом обобщения литературных данных и материалов, полученных путем изучения головной кишки в свете присущих ей отправлений у современных рыб, пресмыкающихся и млекопитающих. Из рыб нами исследованы представители хрящевых рыб (катран, два вида скатов), хрящевых ганоидов (русский осетр, севрюга) и костистых рыб (щука, карп).

Головная кишка у рыб еще достаточно четко обособлена от прочих структур головы. Для ее обозначения мы пользуемся в дальнейшем термином «висцеральный аппарат», хорошо отражающим взаимосвязь составных частей головной кишки у рыб и ее обособленность как целого.

Следуя М. М. Воскобойникову, мы различаем в висцеральном аппарате рото-жаберную и латеральные жаберные полости, обозначаемые в литературе довольно разнообразно.

Морфо-функциональный анализ висцерального аппарата *Squalus acanthias* (Гиммельрейх, 1952) и данные о его строении, а отчасти и функции у других современных акул (Luther, 1909; Rabinerson, 1925; Haller, 1926; Северцов, 1923, 1925; Воскобойников, 1932; Балабай, 1939 и др.) убеждают, что у хрящевых рыб этот аппарат является целостной системой, изменение положения составных частей которой строго взаимозависимо.

При спокойном дыхании расширение полостей висцерального аппарата, сопровождающееся раскрыванием ротовой щели, происходит пассивно в силу эластичности висцерального скелета (Балабай, 1939). При усиленном дыхании, а особенно при приеме пищи рото-жаберная полость расширяется намного больше. Вызываются эти расширения в основном гипобранхиальной мускулатурой, поддерживаемой эпибранхиальными мышцами. При дыхании гипобранхиальные мышцы действуют равномерно на все висцеральные дуги, хотя степень смещения нижних концов дуг постепенно убывает кзади соответственно длине этих мышц. Во время сильных расширений рото-жаберной полости при схватывании добычи увеличивается роль m. coracohyoideus и m. coracoarcualis$_1$. Базигиале при этом выходит из межчелюстного пространства. Дальнейшее вентро-каудальное движение базигиале и прилежащего конца гиоида способствует посредством системы связок опусканию нижней челюсти и вызывает ростральное смещение нижнего конца гиомандибуляре, а с ним всего челюстного аппарата и верхнего конца гиоида. Возникающая таким путем протракция челюстного аппарата усиливается одновременным действием m. praeorbitalis (Гиммельрейх, 1952). Соответственно различной выраженности протракции челюстного аппарата у современных акул наблюдаем неодинаковое соотношение степени развития отдельных гипобранхиальных мышц и m. praeorbitalis.

При сжимании полостей висцерального аппарата его стенки движутся в обратном направлении. В таком их перемещении участвует вся висцеральная мускулатура. Однако наибольшую роль играет челюстная мускулатура, особенно m. adductor mandibulae (Гиммельрейх, 1952).

Следует отметить противоположность продольного перемещения дорсальной и вентральной стенок при изменении просвета рото-жаберной полости. Продольные перемещения стенок вызывают продвижение находящейся в полости пищи к пищеводу.

Таким образом, действие соматической, а главное — гипобранхиальной мускулатуры висцерального аппарата связано с процессом питания. Приспособительные изменения в нем, ведущие к развитию протракции челюстного аппарата, вызывают у акул дальнейшую дифференциацию указанной мускулатуры.

Изложенные данные о механизме движения стенок и изменения просвета полостей висцерального аппарата у акулообразных, а также материалы П. П. Балабая (1956) по этому поводу относительно круглоротых, особенно на стадии пескоройки, позволяют высказать некоторые соображения о причинной обусловленности их развития в филогенезе.

А. Н. Северцов (1939) полагал, что питание протокраниат (как и примитивных бесчерепных, а также пескоройки) было пассивным. Известно, что вода при этом вместе со взвешенными в ней пищевыми частицами поступает в полость жаберной кишки благодаря деятельности мерцательных желобков. Пищевые частицы улавливаются слизью желобков или слизистым тяжем (у пескоройки, по Балабаю, 1956) и втягиваются в кишку, а вода выходит через жаберные отверстия.

Следует согласиться со Стербой (Sterba, 1961), что существующий у современных оболочников и бесчерепных способ добывания пищи, являясь энергетически нерациональным, ограничивает увеличение размеров тела в филогенезе.

Переход предков позвоночных к более рациональным способам добывания пищи можно представить, исходя из схемы строения жаберной кишки протокраниат А. Н. Северцова (1939). Надо полагать, значение нерасчлененных скелетных стержней, находившихся в жаберных перегородках, не ограничивалось удерживанием этой кишки в раскрытом состоянии, что, безусловно, является необходимой предпосылкой функционирования мерцательных желобков. Наличие кольцевых висцеральных мускулов, хотя, возможно (как не без основания думает Балабай, 1956), и значительно менее развитых, чем предполагал А. Н. Северцов (1939), свидетельствует об активном сжимании этой полости. Следовавшее затем ее расширение происходило пассивно, вследствие эластичности скелетных стержней.

Таким образом, активизация питания шла путем приобретения жаберной кишкой всасывающей способности. Вместе с усиливающимся током воды в жаберную кишку попадало большее количество пищи, причем оно увеличивалось главным образом за счет захватывания более крупных пищевых частиц. Естественно, одновременно улучшалось внешнее дыхание. Механизм улавливания пищевых частиц в жаберной кишке и втягивание их в собственно кишку оставался, по-видимому, неизменным.

Дальнейшая активизация функций питания и дыхания головной кишки была связана с усилением ее всасывающей способности. Достигалось это, однако, различными путями; один из них вел к формированию головной кишки такого типа, как у бесчелюстных, а второй — как у челюстноротых.

У предков бесчелюстных расширение жаберной кишки оставалось пассивным. Однако ее всасывающая способность увеличивалась благодаря более энергичным расширениям, что достигалось возрастанием упругости висцерального скелета. Висцеральные дуги становились не

только более мощными; они располагались и изгибались особым образом, между ними развивалась сложная система перемычек. Висцеральный скелет в целом приобретал вид сложной корзинки, охватывавшей снаружи головную кишку (Северцов, 1939; Балабай, 1956; Обручев, 1964). Сжимание головной кишки осуществлялось висцеральной мускулатурой. Параллельно с увеличением упругости висцерального скелета, а следовательно, и его сопротивления деформирующему действию висцеральной мускулатуры увеличивается мощность и дифференциация последней (Балабай, 1956).

Следует согласиться с П. П. Балабаем (1956), что особенности висцерального скелета бесчелюстных как «растягивающего» структуры жаберного аппарата определяют развитие энтодермальных жаберных листков.

У предков челюстноротых тот же эффект — увеличение силы всасывания воды — возникал вследствие развития активного расширения жаберной кишки. Это достигалось благодаря появлению фиксации ее гипаксональной мускулатурой к верхним и нижним концам висцеральных дуг, т. е. путем развития эпи- и гипобранхиальной мускулатуры. Одновременно увеличивались мощность и степень дифференциации висцеральной мускулатуры, сжимавшей жаберную кишку.

Эластичность висцеральных дуг, по-видимому, не могла обеспечить дальнейшее увеличение степени изменений просвета головной кишки, что привело к их расчленению на четыре известных участка, вероятно, такого типа, как у современных акул. Каждая дуга при расширениях полости кишки расправлялась, а при сжимании как бы складывалась. При расширениях жаберной кишки соприкасающиеся концы средних члеников друг, а вместе с ними и жаберные перегородки отводились. Можно предположить, что это было причиной прогрессивного развития перегородок и эктодермальных жаберных листочков.

Надо полагать, что при спокойном дыхании у предков челюстноротых, подобно современным акулообразным расширение полости головной кишки оставалось пассивным; оно обеспечивалось сохранявшейся эластичностью висцерального скелета.

Более полные сжимания жаберной кишки привели к развитию нового способа продвижения через нее пищи — вследствие прижимания вентральной стенки к дорсальной с одновременным смещением их в продольном направлении. Сильное всасывание и изменение характера транспортировки пищи через жаберную кишку позволило предкам челюстных увеличить количество объектов питания за счет более крупных организмов. В связи с этим возникла необходимость фиксации, а возможно, и сдавливания добычи. Поскольку током воды она уже была внесена в полость кишки, роль глубже расположенных дуг стала важнее, чем лежавших сразу же за околоротовым кольцом. К тому же это кольцо, по-видимому, препятствовало полному сжиманию прилежащего участка кишки. Вероятно, наиболее удачным в функциональном отношении оказался вариант, когда роль такого фиксатора в значительной степени принимала на себя третья дуга. Связанное с этим прогрессивное развитие ее скелета и мускулатуры вело к дальнейшему возрастанию значения упомянутой дуги как фиксатора пищи.

Еще на той стадии эволюции, когда третья дуга, несмотря на приобретаемую новую функцию, все же оставалась в основном жаберной (Северцов, 1939), ее движения как наиболее развитой дуги стали определять форму и размеры входа в головную кишку. В связи с этим первая и вторая жаберные щели теряли значение для дыхания. Жаберные перегородки указанных щелей и лежавшие в их основе скелетные дуги

стали играть несколько иную роль. Они ограничивали сбоку пространство в углу между верхним и нижним участками третьей дуги, что явилось необходимым условием для создания струи всасываемой воды, несущей взвешенные в ней организмы («проблема щек», по Günther, 1953). Вместе с тем при сжимании головной кишки первая и вторая дуги, вероятно, сохраняли значение вспомогательных фиксаторов пищи (Северцов, 1939).

По мере того, как третья висцеральная дуга приобретала значение ограничивающей вход в головную кишку и изменяющей его размеры, возникала возможность нового способа добывания пищи — путем схватывания. Этим завершилось приобретение третьей висцеральной дугой функций, определивших ее преобразование из жаберной дуги в челюстную.

С ростом функциональной нагрузки на челюсти не только прогрессивно развивались их скелет и мускулатура, но и возникла, а затем и упрочилась фиксация к невральному черепу верхней челюсти. Способам подвешивания челюстной дуги посвящено много работ, сводку и анализ которых находим у Гофера (Hofer, 1945). Мы не будем разбирать этот вопрос, отметим только, что с критикой упомянутым автором взглядов А. Н. Северцова согласиться трудно, поскольку она основывается главным образом на представлении о полифилитическом происхождении современных рыб.

По мнению И. И. Шмальгаузена (1964), древнейшими представителями челюстных позвоночных были акантоды. Как и у других челюстножаберных рыб (Watson, 1937), четвертая висцеральная дуга функционировала у них в качестве жаберной, не участвуя в движениях челюстей. Поскольку наиболее подвижной из всех дуг была челюстная, периферический отдел ее жаберной перегородки развивался сильнее, превращаясь в челюстную жаберную крышку (Обручев, 1964). Нужно думать, что гипобранхиальная мускулатура у этих форм имела вид сплошной мускульной ленты, тянувшейся к верхушке нижней челюсти, но прикреплявшейся по пути к нижним концам прочих дуг.

В противоположность акантодам у современных акулообразных функция гиоидной дуги состоит в обслуживании движений челюстного аппарата и фиксации его к невральному черепу. При этом нижний ее отдел — гиоид — увеличивает отведение нижней челюсти и через верхний отдел — гиомандибуляре — может производить протракцию челюстного аппарата в целом. Вместе с тем гиоид наряду с челюстями сжимает схваченную добычу (гиоидная челюсть, по Haller, 1926).

Трудно представить преобразование зачелюстной специфически жаберной дуги, существовавшей у акантод, в стоящую на службе движения челюстей гиоидную дугу хрящевых и костных рыб. Не вызывает сомнения близость акантод с хрящевыми и костными рыбами (Обручев, 1964). Вместе с тем особенности строения их висцерального скелета не позволяют считать их родоначальной формой ни тех, ни других. Рыбы с гиоидной дугой, вероятно, развивались обособленным стволом, возможно, рано ответвившимся от селяхоидных артродир (Матвеев, 1966). По-видимому, это были хищники с нектонным образом жизни. Четвертая висцеральная дуга у них с преобразованием третьей дуги в челюсть приобретала особую подвижность, развитие и прочную фиксацию на невральном черепе.

Морфо-функциональный анализ висцерального аппарата осетрообразных убеждает, что изменения его полостей и движения стенок как при дыхании, так и при питании принципиально сходны с таковыми у акулообразных. Однако механизм движения стенок у осетрообразных

своеобразен и отражает совершенствование обоих функций (Гиммельрейх, 1963). Наиболее существенной особенностью механизма движения стенок является участие дорсального констриктора челюстной дуги в расширениях полостей висцерального аппарата. Этот мускул преобразуется в чрезвычайно сильно развитый протрактор гиомандибуляре. Смещение гиомандибуляре в ростральном направлении сопряжено с оттягиванием гипобранхиальными мышцами дистального конца гиоида кзади. Таким образом, на гиоидную дугу одновременно, но в противоположных направлениях действуют все мышцы, расширяющие полости висцерального аппарата. Попутное оттягивание m. coracoarcualis anterior нижних концов трех первых жаберных дуг, а m. coracoarcualis posterior соответствующих концов четвертой и пятой дуг имеет лишь вспомогательное значение для действия первой на гиоид, поскольку все жаберные и гиоидная дуги соединены копулярной пластинкой.

У осетрообразных в отличие от акулообразных гипобранхиальные мышцы не действуют непосредственно на нижнюю челюсть. Ее отведение, как и протракция челюстного аппарата в целом, полностью зависит от изменения взаимного расположения члеников и позиции всей гиоидной дуги. Сжимание полостей висцерального аппарата у осетрообразных, подобно акулообразным, является функцией висцеральной мускулатуры. Соответственно большему размаху и сложности движения стенок она сильнее развита и сложнее дифференцирована. В зависимости от роли гиоидной дуги ее мускулатура особенно сильно развита; ее мощность составляет около половины мощности всех сжимателей висцерального аппарата. Дорсальный гиоидный констриктор превращается в антагониста протрактора гиомандибуляре; из него выделяется также мускул, приводящий жаберную крышку. Мощный вентральный констриктор, сохраняя в общем близкое к исходному расположение, дифференцируется на ряд мышц.

Обращает на себя внимание возникновение фиксации сложно дифференцированных дорсальных констрикторов жаберных дуг на основании черепа. По-видимому, это связано с возникновением прикрепления к черепу верхних концов двух первых дуг, к которым присоединяются прочие дуги.

M. adductor mandibulae у осетрообразных, как и сами челюсти, относительно слабо развит.

Таким образом, особенность механизма движения стенок висцерального аппарата осетрообразных заключается в увеличении роли гиоидной дуги. Изменения ее позиции вызывают перемещение не только челюстного аппарата, но и копулярной пластинки, а с нею и жаберных дуг. Вероятно, этой зависимостью определяется расположение hypobranchialia, а также строение и фиксация верхних члеников жаберных дуг. Характер действия гиоидной дуги на челюстной аппарат вызвал также перестройку небно-квадратных хрящей, сливающихся в особой формы дорсально выпуклый щиток.

Увеличение роли гиоидной дуги в движениях стенок висцерального аппарата определило ее прогрессивное развитие, выражающееся в значительном возрастании ее мощности и приобретении ею вторичной четырехчленности (Северцов, 1928).

Усиливающаяся подвижность гиоидной дуги и особенно возникновение у гиомандибуляре способности к некоторым не связанным с действием гипобранхиальных мышц движениям определили прогрессивное развитие жаберной перегородки с преобразованием ее в общую жаберную крышку.

Большая выраженность расширений рото-жаберной полости и свя-

занное с этим усложнение мышечного аппарата сопряжены у осетрообразных только с приемом пищи. Эта полость при спокойном дыхании у них, как и у акулообразных, расширяется пассивно, в силу эластичности висцерального скелета. Правда, развивающаяся у осетрообразных жаберная крышка отводится пассивно лишь наполовину. Полное ее отведение осуществляется незначительным сокращением протрактора гиомандибуляре (Балабай, 1939; Гиммельрейх, 1963).

Свойственные осетрообразным особенности строения и функции висцерального аппарата возникли, по-видимому, как приспособление к питанию путем всасывания сравнительно не очень крупных придонных и донных организмов. Выдвигающийся на большое расстояние вперед и книзу челюстной аппарат и одновременно значительно расширяющиеся рото-жаберная и околожаберная полости создают сильную струю всасываемой воды, вместе с которой втягивается пища. Челюсти, однако, сохраняют хватательную функцию. При протракции рот как бы надвигается на добычу, если она достаточно велика. Сведение челюстей и их ретракция, с которых начинается сжимание висцерального аппарата, вызывают фиксацию или даже раздавливание добычи и ее проталкивание в глубь рото-жаберной полости. Дальнейшее продвижение крупной, как и попадающей сразу в рото-жаберную полость мелкой добычи, происходит вследствие продольных смещений стенок (главным образом нижней) висцерального аппарата. Всасывающее действие единой околожаберной полости улучшает условия протекания воды через жаберную решетку, благодаря чему одновременно происходит интенсификация дыхательной функции (развитие всасывающего насоса, по Воскобойникову, 1932).

Мы в основном придерживаемся взглядов А. Н. Северцова (1928, 1939) о филогенетических соотношениях между акулообразными и осетрообразными. Функциональный анализ висцерального аппарата этих двух групп рыб свидетельствует о принципиальном сходстве у них соотношений его строения и функции. Такое сходство можно объяснить только одинаковым строением висцерального аппарата у исходных форм. Вместе с тем результаты функционального анализа дают основание для некоторых предположений о причинной обусловленности развития особенностей строения висцерального аппарата, характеризующих акулообразных и осетрообразных.

По-видимому, родоначальные формы обладали челюстным аппаратом схватывающего типа, в подвешивании и движениях которого участвовала гиоидная дуга. У небно-квадратного хряща сохранялась еще примитивная фиксация — он оставался подвешенным передним концом к основанию черепа в области processus palatobasalis lateralis, и его небный отросток еще не был развит (Северцов, 1928, 1939). Гиоидная дуга состояла из гиомандибуляре и гиоида, которые соединялись связками с суставными концами верхней и нижней челюстей. Верхний членик гиоидной дуги прикреплялся подвижно к черепу в слуховой области, а нижний конец гиоида присоединялся к базигиале, задний конец которой переходил в копулярную пластинку.

Висцеральный аппарат предков акулообразных развивался в направлении совершенствования хватательной функции челюстей. В целом это выражалось в увеличении мощности как самих челюстей, так и гиоидной дуги. Увеличивалась также степень отведения нижней челюсти и гиоида. В дальнейшем приспособление к питанию различной добычей (размеры, консистенция) и к особенностям места ее обитания (донные, придонные, пелагические формы) определило развитие значительного разнообразия строения мускулатуры и скелета челюстного

аппарата в целом, выражавшегося в неодинаковой степени развития верхней и нижней челюстей, разрастания кпереди небного отростка небно-квадратного хряща и кзади — его суставного отдела (Северцов, 1899, 1928; Luther, 1909). Существенное влияние на строение челюстной и особенно гиоидной дуг оказывало развитие протракции челюстного аппарата, отражавшее адаптацию к питанию придонными и донными организмами. В прямой связи с возникавшими особенностями строения и функции челюстной и гиоидной дуг развивался способ подвешивания челюстного аппарата к невральному черепу (Северцов, 1928).

Характерное для акулообразных прогрессивное развитие хватательной функции челюстного аппарата обусловило развитие мощного сложно дифференцированного m. adductor mandibulae, а особенности этой функции определили большое разнообразие его строения (Luther, 1909).

Висцеральный аппарат современных акулообразных при всем разнообразии его строения обладает четко выраженной спецификой. Гиоидная дуга стоит на службе движений челюстного аппарата. Однако как челюстная, так и гиоидная дуга обладает известной степенью самостоятельности, резко уменьшающейся при усилении раскрывания рта. Движения жаберных дуг, хотя и связаны с таковыми двух первых висцеральных дуг, но вызываются собственными мышцами. Различия в размахе движения двух первых висцеральных и жаберных дуг во время сильных расширений полости висцерального аппарата, связанных со схватыванием добычи, определили отрыв базигеале от прочих копул, также значительно измененных.

Висцеральный аппарат первичных форм, давших начало костным рыбам (*Osteichtyes primitivi,* Северцов, 1939), развивался, по-видимому, в направлении увеличения всасывающей способности. Этот эффект достигался, надо полагать, увеличением расширения полости висцерального аппарата одновременно на всем ее протяжении. В координации движения всех висцеральных дуг особую роль приобретала гиоидная дуга. Челюсти сохраняли значение схватывающего органа и прогрессивно развивались в связи с этой функцией, но резко увеличивалась зависимость изменений их позиции при расширениях полости от движений гиоидной дуги. Решающее значение в развитии энергичных расширений рото-жаберной полости, связанных с приемом пищи, сыграло преобразование дорсального костриктора челюстной дуги из сжимателя висцерального аппарата в синергист гипобранхиальной мускулатуры. Можно представить, что это преобразование явилось следствием смещения времени начала сокращения дорсального констриктора на период максимального напряжения гипобранхиальных мышц. Вероятность такого предположения подтверждается тем, что и у современных рыб сжимание полостей висцерального аппарата начинается с закрывания рта.

Изменение функции и связанное с этим перемещение окончания дорсального констриктора челюстной дуги на гиомандибуляре, а также концентрация окончаний гипобранхиальных мышц на дистальном конце гиоида резко увеличивало роль гиоидной дуги в движениях стенок висцерального аппарата, что привело, как уже отмечалось, к приобретению ею вторичной четырехчленности.

Выше мы говорили, что для ветви лучеперых, давшей в конечном счете современных осетрообразных, было характерно развитие выдвижного челюстного аппарата. Следует отметить, что у представителей этого отряда, переходящих к питанию мелкими донными организмами,

как, например, у *Polyodon spatula* (Гиммельрейх, 1963), протракция челюстного аппарата утрачивается.

Функциональный анализ висцерального аппарата современных костистых рыб привел нас к заключению о существовании значительного его сходства с висцеральным аппаратом осетровых. Вместе с тем данные анализа говорят о том, что у костистых рыб висцеральный аппарат более высоко организован. Особенно четко это выражено в строении и функции челюстного аппарата и жаберной крышки.

Усложнение строения челюстного аппарата заключается прежде всего в том, что в его состав включается ряд покровных костей, развивающихся на основе как челюстной, так и предчелюстных дуг. Прогрессивное развитие последних приводит к образованию у ряда костистых рыб так называемого максиллярного аппарата. Существенное значение в формировании присущих костистым рыбам особенностей челюстного аппарата имело также слияние в единый функциональный комплекс верхней челюсти с проксимальным отделом челюстной дуги. В связи сростральным разрастанием верхней челюсти у костистых рыб возникает особый способ ее фиксации к невральному черепу, который А. Н. Северцов (1928, 1939) обозначал как квадранторбитальный тип ротового аппарата.

Черты прогрессивной эволюции жаберной крышки у костистых рыб освещены в работах М. М. Воскобойникова и его учеников. Жаберная крышка костистых рыб дифференцируется на оперкулярный и бранхиостелальный отделы, в которых развиваются сложно устроенный скелет и собственная мускулатура. Возникающие самостоятельные движения жаберной крышки дополняют ее движения, определяемые гиоидной дугой, и ведут к развитию сустава между operculum и hyomandibulare.

Прогрессивное развитие жаберных дуг и их мускулатуры выражается в упрочении соединения верхних концов жаберных дуг между собой и усложнении дифференциации мускулатуры. Особенно усложнились строение и функция мускулов пятой жаберной дуги.

В развитии характерных для костистых рыб особенностей строения висцерального аппарата ведущее значение принадлежит также приспособительной эволюции его функции питания. В пользу этого предположения говорит отмеченный уже факт наиболее яркой выраженности его прогрессивных изменений в строении челюстного аппарата. Вместе с тем, именно эти изменения определяют особенности механизма движений стенок висцерального аппарата в целом.

Исходные формы костистых рыб приспосабливались, по-видимому, к хищничеству при нектонном образе жизни, с чем было связано развитие терминального рта. Удлинение верхней челюсти кпереди за счет разрастания небного отростка небно-квадратного хряща, а в последующем — и развивавшихся на его основе костей привело к развитию ее сочленения с предорбитальной областью неврального черепа (квадранторбитальное сочленение, по Северцову, 1939). Достигавшееся таким образом упрочение фиксации верхней челюсти к невральному черепу вело вместе с тем к исчезновению возможности протракции челюстного аппарата. Такой более прочный челюстной аппарат становился приспособленным к поштучному схватыванию крупной добычи. В этом новом челюстном аппарате все же сохранялась унаследованная от предков зависимость движений верхней челюсти от гиомандибуляре и фиксация ее суставного конца к ушной области исключительно при помощи верхнего членика гиоидной дуги. Возникавшая в связи с утратой протракции однообразность движений верхних отделов челю-

стной и гиоидной дуг, а также необходимость упрочения фиксации заднего конца верхней челюсти привели к более тесному их соединению и, наконец, к слиянию в единый функциональный комплекс, названный М. М. Воскобойниковым (1932) гиопалятинным аппаратом.

Верхний констриктор челюстной дуги сохраняет у костистых рыб приобретенную еще родоначальными формами костных рыб функцию расширителя рото-жаберной полости и обусловленное этим перемещение его окончания с верхней челюсти на гиомандибуляре. Однако в процессе развития отмеченных выше особенностей челюстного аппарата у костистых рыб значительные изменения претерпел и характер функции упомянутого мускула. У общих с осетрообразными предков костистых рыб он развивался в основном как протрактор челюстного аппарата. Отведение гиомандибуляре было как бы побочным его действием. При развитии ветви, давшей осетрообразных, этот мускул совершенствовался как протрактор. Наоборот, в процессе развития костистых рыб такая его функция исчезала, но постепенно приобретало большее значение его действие, направленное на отведение гиомандибуляре и сраставшейся с последним верхней челюсти. Несмотря на совершенствование отводящей функции, значение m. levator arcus palatini в работе челюстного аппарата, а в связи с этим и степень его развития у костистых рыб немного меньше, чем гомологичного ему m. protractor hyomandibularis у осетрообразных. Зато у костистых рыб лучше выражено выделение из дорсального констриктора m. dilatator operculi, хотя степень его обособленности и развития у различных видов костистых рыб неодинакова.

Развивавшиеся у костистых рыб движения верхних челюстей в сегментальной плоскости явились, по-видимому, причиной того, что исчезал их симфизис. Вместе с тем с возникновением описанным путем поперечных расширений участка рото-жаберной полости, расположенного в пределах гиопалатинного аппарата, возрастала роль челюстей в фиксации схваченной добычи при сжимании рото-жаберной полости. Увеличивавшееся отведение гиомандибуляре, а с ним и жаберной крышки определяло более сильные расширения околожаберной полости. По-видимому, на этой основе возникло дополнительное отведение жаберной крышки за счет сокращения m. dilatator operculi, вызвавшее развитие сустава между operculum и hyomandibulare. Таким образом происходило характерное для костистых рыб совершенствование всасывающего действия околожаберной полости (всасывающего насоса, по Воскобойникову, 1932).

Возникавшая у костистых рыб специфика движений гиомандибуляре приводила к потере его участия в вертикальных расширениях рото-жаберной полости, являющихся основными при приеме пищи. Функцию координации движений всех висцеральных дуг принимает на себя гиоид. Происходит крайняя концентрация прикрепления к его дистальному концу гипобранхиальной мускулатуры, чем определяется увеличение функционального значения челюстного и гиоидного вентральных констрикторов, действующих на гиоид при сжимании полостей. Указанные мышцы не только становятся более мощными, но и значительно перестраиваются, что, в частности, выражается в инверсии направления волокон от поперечного к продольному.

Адаптация к питанию крупной добычей вызвала у костистых рыб развитие приспособлений к ее проталкиванию через рото-жаберную полость. Уменьшение значения челюстного аппарата в этом отношении, связанное с потерей им способности к продольным смещениям, привело к возрастанию роли стенок задних отделов рото-жаберной поло-

сти, что выразилось в развитии так называемых глоточных зубных площадок и дифференциации обслуживающей их движения мускулатуры. Возникшие позже чрезвычайно широкие адаптации костистых рыб к различным условиям обитания и питания определяют появление у современных форм рыб функционально и морфологически очень разнообразных зубных площадок (Хранилов, 1927, 1928; Гриб, 1930, 1937; Андрияшев, 1940, 1944, 1945; Еремеева, 1950, и др.).

В образовании челюстного аппарата костистых рыб существенное участие принимают предчелюстные элементы. Их развитие в связи с пищеварительной функцией висцерального аппарата не вызывает сомнений и хорошо освещено в литературе. Не имея возможности более подробно остановиться на этом вопросе, мы отметим только, что приспособление некоторых костистых рыб к питанию мелкими пищевыми частицами, связанное с захватыванием их путем всасывания, ведет к прогрессивному развитию предчелюстных элементов. Они преобразуются в выдвижной максиллярный аппарат, дополняющий спереди челюстной аппарат и замещающий выдвижной челюстной аппарат. Его развитие было возможным лишь потому, что висцеральный аппарат костистых рыб, несмотря на специализацию, всегда сохранял способность к всасыванию, приобретенную исходными для костистых и осетрообразных рыб формами.

Подводя итоги изложенному о головной кишке первичноводных позвоночных, можно особо отметить следующее:

1. Головной кишке всех первичноводных позвоночных присущи две основные взаимосвязанные функции — питание и дыхание.

2. Эволюция головной кишки детерминирована интенсификацией обоих ее основных отправлений, однако ведущее место в ее прогрессивных морфо-функциональных преобразованиях принадлежит активизации питания.

3. В развитии головной кишки рассмотренных форм существовали следующие основные этапы, носящие характер ароморфозов:

а) приобретение пассивного всасывания. Оно определяется развитием висцеральной мускулатуры, сжимающей полость головной кишки. Расширяется она пассивно благодаря эластичности нерасчлененных висцеральных дуг; б) приобретение активного всасывания. Полость расширяется благодаря действию соматических мышц, фиксирующихся на висцеральных дугах. Висцеральные дуги расчленяются, что ведет к развитию нового способа транспортировки пищи через головную кишку; в) приобретение способности схватывать пищу вследствие преобразования третьей висцеральной дуги в челюсти; г) совершенствование хватательной функции челюстей благодаря преобразованию четвертой висцеральной дуги в гиоидную, усиливающую движения челюстного аппарата; д) совершенствование всасывающей функции висцерального аппарата и развитие общей околожаберной полости. В основе преобразований лежит превращение дорсального челюстного констриктора в расширитель висцерального аппарата и возникновение у гиоидной дуги вторичной четырехчленности; е) развитие хватательной функции челюстного аппарата на основе высокой всасывающей способности висцерального аппарата. Возникающий висцеральный аппарат обладает большой приспособляемостью к различным условиям питания и дыхания, что определяет существование костистых рыб в разнообразнейших условиях внешней среды и многообразие их форм.

4. У всех современных первичноводных челюстноротых висцеральные дуги связаны в единую функциональную систему — висцеральный аппарат. Строгая взаимозависимость движения всех висцеральных дуг

определяет одновременность движения стенок висцерального аппарата на всем их протяжении. Рото-жаберная полость функционально едина. Нет оснований различать в ней ротовой, жаберный, глоточный и др. отделы.

ЛИТЕРАТУРА

Андрияшев А. П. 1940. Функционально-морфологическая характеристика глоточных зубов костистых рыб. Рефераты работ учреждений ОБН АН СССР за 1940 г.

Его же. 1944. О методике функционально-морфологического исследования глоточного аппарата костистых рыб. Зоол. журн. т. 23, в. 6.

Его же. 1944а. Способы добывания пищи у морского ерша (*Scorpaena porcus*). Журн. общ. биол., т. 5, № 1.

Его же. 1945. О работе глоточного аппарата у некоторых хищных пелагических рыб. Природа, № 2.

Балабай П. П. 1939. Вивчення роботи дишного апарату селахій. Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР. Зб. пр. з морфол. тварин, № 5.

Его же. 1939а. Вивчення роботи дишного апарату Acipenseridae. Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР. Зб. пр. з морфол. тварин, № 5.

Его же. 1956. Морфология и физиологическое развитие группы бесчелюстных. К.

Воскобойников М. М. 1935. Аналіз пристосувань до зябрового дихання у хребетних як спроба побудування синтетичної морфології. Тр. Ін-ту зоол. та біол. ВУАН, т. III.

Его же. 1937. 1940. До питання про походження щелепного апарату у Gnathostomata. I. Гіоїдна дуга хрящових риб. II. Гіостилія. Пр. Наук.-дослід. ін-ту біол. КДУ, т. I, т. IV.

Воскобойников М. М., Балабай П. П. 1936. 1937. Порівняльно-експериментальне дослідження дихального апарату костистих риб. I і II. Тр. Ін-ту зоол. та біол. АН УРСР, т. X, т. XIV.

Гиммельрейх Г. А. 1952. Висцеральный аппарат селахий как орган приема пищи. Тр. Ин-та зоол. АН УССР, т. IX.

Его же. 1963. Висцеральный аппарат осетрообразных как орган приема пищи. Тр. Ин-та морф. жив. им. А. Н. Северцова, в. 32.

Гриб А. В. 1930. О глоточных зубах карповых рыб. Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., т. 60, в. 2.

Его же. 1937. Глоточный аппарат у вьюнковых рыб (сем. Cobitidae). Уч. зап. ЛГУ, № 15.

Еремеева Е. Ф. 1950. Морфология черепа рыб группы Barbina подсемейства Barbini. Тр. Ин-та морфол. жив., в. 3.

Ее же. 1950а. Развитие глоточного аппарата костистых рыб. Тр. Ин-та морфол. жив., в. 3.

Матвеев Б. С. 1967. Значение воззрений А. Н. Северцова на учение о прогрессе и регрессе в эволюции животных для современной биологии. Обзор новых данных о происхождении и путях эволюции позвоночных животных. Приложение к кн.: А. Н. Северцов. Главные направления эволюционного процесса. Изд-во МГУ.

Матвеев Б. С. и др. 1966. Курс зоологии, т. II. М.

Обручев Д. В. 1964. Хордовые. Бесчелюстные. Пластинокожие. Аконтоды. Хрящевые ганоиды. В кн.: «Основы палеонтологии». Бесчелюстные, рыбы. М.

Северцов А. Н. 1917. Организация ближайших предков современных позвоночных. Собр. соч., т. IV, М., 1948.

Его же. 1923. Морфология висцерального аппарата эласмобранхий. Там же.

Его же. 1925. Первичное строение висцерального аппарата эласмобранхий. Там же.

Его же. 1928. Скелет и мускулатура головы *Acipenser ruthenus*. Там же.

Его же. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л.

Татарко К. И. 1936. Апарат зябрової кришки і його зв'язок із гіоїдною та щелепною дугами в Acipenseridae. Тр. Ін-ту зоол. та біол. АН УРСР, т. X.

Хранилов Н. С. 1927. Об особенностях строения черепа вьюновых рыб (Cyprinoidea, Ophidiidae). Русс. зоол. журн., т. 7. в. 3.

Его же. 1928. О черепе карповых рыб. Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., т. 58, в. 1.

Шмальгаузен И. И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. М.

Dobben W. H. van. 1935. Über den Kiefermechanismus der Knochenfische. Arch. néerland. d. Zool., 2, H. 1.

Fiebiger J. 1931. Über den Bau und Mechanik des Karpfenrüssels. Z. f. Mikroskop.-Anat. Forsch., 27.

Günther K. 1953. Das «Wangenproblem» und das «Problem des Wirkungswinkles der Mundöffnung» in der funktionellen Genese des Visceralcraniums der Teleosteer. Zool. Anz., 151, H. 7—8.

Günther K. u. Deckert K. 1960. Neue Untersuchungen über die funktionellen

Auswirkungen der caudal-ventralen Verlängerung des Keiferstiels bei Knochenfischen. Zool. Beitr. N. F., 5.
Haller G. 1926. Über die Entwicklung den Bau und die Mechanik des Kieterapparates des Dornhais (Acanthias vulgaris). Z. Microskop.-Anat. Forsch., 5.
Hofer H. 1945. Zur Kenntnis der Suspensionsformen des Kieferbogens und der Zusammenhänge mit den Bau des knöchernen Gaumens und mit Kinetik des Schädels bei den Knochenfischen. Zool. Jahrb. Abt. Anat., 69, 3.
Höller F. 1935. Functionelle Analyse des Hechtschädels. Morph. Jahrb., 76.
Lubosch W. 1929. Die Kaumuskulatur der Teleostecr. Geg. Morph. Jahrb., 61.
Luther A. 1909. Untersuchungen über die vom N. trigeminus innervirte Muskulatur der Selachier. Acta Soc. Sci. fenn. Helsingfors, 36.
Его же. 1913. Beiträge zur Kenntnis des Kopfskelets der Knorpelganoiden. Acta Soc. Sci. fenn. Helsingfors, 41.
Rabinerson A. 1925. Zur Kenntnis der vorderen Metameren des Hyobranchialskaletts des Selachier. Anat. Anz., 60.
Sterba A. 1961. Zur Phylogenese des Kiemendarmes des Chordaten. Int. Rev. ges. Hydrobiol., 46.
Watson D. M. S. 1937. The Acanthodian fishes. Philos. Trans. Roy. Soc. London, 228.
Woskobojnikoff M. M. 1932. Der Apparat der Kiemenatmung bei den Fischen. Zool. Jahrb., Abt. Anat., 55.

Поступила 19.V 1967 г.

EFFECT OF NUTRITION FUNCTION ON THE CEPHALIC INTESTINE FORMATION IN VERTEBRATES

I. Primary Water Vertebrates

G. A. Gimmelreikh

(The Ukrainian Agricultural Academy)

Summary

In phylogenesis of the cephalic intestine in primary water vertebrates some turning points took place which can be characterized as aromorphoses: a) obtaining active compression as a result of the development of visceral musculature; b) obtaining active extension owing to the contact of somatic muscles with visceral arches; c) transformation of the third visceral arch into the mandibles; d) transformation of the forth visceral arch into the hyoid one; e) transformation of the dorsal constrictor of the mandibular arch into a dilator of visceral apparatus and connected with this the presence of secondary four joints of the hyoid arch; f) the development of snapping mandibles on the basis of a specialized sucking visceral apparatus.

An evolution of the cephalic intestine is determined by intensification of its both main functions: nutrition and respiration, but the activization of nutrition which appears as a result of adaptability to the varying environmental conditions is of main importance in the progressive morphofunctional transformations of the cephalic intestine.